

И. К. Кишин

СТРУКТУРА ЗАРОДЫША ЗЛАКОВ И СОВРЕМЕННАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПРИРОДЫ ОТДЕЛЬНЫХ ЕГО ОРГАНОВ

Строение семени злаков впервые изучил Мальпиги (Malpighi, 1687), но более полные описания были сделаны в XIX в. (Raspail, 1825; Декандоль, 1837; Bruns, 1892). Сложившиеся тогда представления о структуре зародыша и установившаяся терминология применяются в современных исследованиях, в обзорных работах и учебниках.

Зародыш злаков по имеющимся описаниям состоит из следующих частей: 1) щиток, посредством которого он связывается с эндоспермом семени, 2) почечка, представленная конусом нарастания с зачатками первых листьев, прикрытых листовым влагалищем (калеоптиль), 3) зародышевый корешок, прикрытый корневым влагалищем (колеорозией), 4) гипокотиль, к которому непосредственно примыкают названные выше части, и 5) зародышевая чешуйка (эпибласт), расположенная на противоположной от щитка стороне.

Морфологическая структура зародыша злаков, таким образом, уникальна. Она не находит себе аналогов даже среди других семейств класса однополых. За более чем полуторавековой период исследований морфологии и анатомии зародыша злаков опубликовано много оригинальных и обзорных работ. Сведения о структуре отдельных частей зародыша используются для разработки филогении и систематики семейства (Яковлев, Николаенко, 1931; Хохлов, 1946; Яковлев, 1948; Reader, 1957; Tateoka, 1969; Цингер, Петровская-Баранова, 1971; Harberd, 1972). Однако, несмотря на длительную историю изучения этого вопроса, до сих пор нет единой теории образования и гомологичности отдельных частей зародыша злаков.

Прежние взгляды, имеющие распространение и в наше время, основываются на теории метаморфозов — на представлении о гомологичности органов зародыша и органов побега. Со времени Мальпиги щиток принимается за единственную семядолю. Эпибласт и колеоптиль, по Ван-Тигему (1895), Вармингу (1897) и

многим другим видным морфологам,— это, соответственно, первый и второй листья зародыша. Согласно другому взгляду, высказанному Челяковским (Celakovsky, 1897) и поддерживаемому рядом авторов сейчас (Howarth, 1927; Arber, 1934; Красовская, 1950; Pankow, Guttenberg, 1957; Barnard, 1964; Guedes, 1968), щиток, колеоптиль и эпибласт — это части единственной семядоли. Первая из названных структур гомологична пластинке, вторая — язычку, третья — ушкам листа. Мезокотиль рассматривается как узел.

И. Ф. Серебряков (1952) считал более правильным такое представление, которое отражало бы единство строения семядоли зародыша у злаков и у других семейств класса однодольных, имеющих эндосперм. Щиток и эпибласт, по Серебрякову, — части единой семядоли, колеоптиль — первый лист зародыша.

Оригинальный взгляд, в свое время отвергнутый морфологами, высказывал Гофмейстер (Hofmeister, 1868). Единственной семядолей он считал калеоптиль, а щиток и эпибласт трактовал как выросты оси зародыша. Представление о щитке как осевом образовании пропагандировалось П. А. Смирновым (цит. по Серебрякову, 1952) и развивается теперь Жак-Феликсом (Jacques-Felix, 1957 а). Оно легко объясняет двукилеватность колеоптиля и образование его на той же стороне зародыша, что и щиток. По Смирнову и Жак-Феликсу, эпибласт принимается за семядолю (лист), почечка считается побегом второго порядка, а колеоптиль — его профиллом (предлистом). С формальной точки зрения эта теория заманчива, но теперь полностью доказана листовая природа щитка и опровергается листовая природа эпибласта.

Критика взглядов на природу органов зародыша злаков дана в книге И. Г. Серебрякова (1952), в работах Брауна (Brown, 1960) и ряда других авторов. Прежние представления, основанные на структуре зародыша и проростка, не всегда учитывают топографию и соотношение отдельных органов. Как уже отмечалось, авторы обязательно искали гомологичность органов зародыша и побега, полагая, что семядоли — это листья или образования, гомологичные листьям, и что двудольные и однодольные имеют общее происхождение. Во всех прежних теориях не отражается природа колеоризы, а зародышевый корень считается гомологичным зародышевому корню двудольных растений.

Природа зародыша злаков может быть точнее выяснена путем эмбриологических исследований, изучения гистологии отдельных органов в процессе формирования и прорастания зародыша, а также изучения временного и пространственного соотношения органов при прорастании.

Данные по эмбриологии убедительно показывают, что однодольность злаков — явление вторичное (Яковлев, 1946, 1950; Цингер, 1958). В процессе последующего развития проэмбрио нарушается двойная симметрия. Зачаток одной семядоли становится терминальным и развивается в щиток, а зачаток второй семядоли

очень рано прекращает свое развитие и не участвует в образовании каких-либо органов зародыша. Поэтому не состоятельны указания ряда авторов на то, что рудиментом второй семядоли является эпибласт.

Щиток и колеоптиль закладываются в фазе предзародыша. Одни авторы по этой причине не склонны считать эти образования гомологичными настоящим листьям побега (Merry, 1941; Brown, 1960). Другие исследователи считают колеоптиль первым листом зародыша (Серебряков, 1952; Roth, 1955; Guignard, 1961a; Овеснов, 1965; Guignard, Mestre, 1970 и др.). Мезокотиль закладывается тоже в фазе проэмбрио. По мнению Брауна (Brown, 1960), мезокотиль аналогичен гипокотилю двудольных. При прорастании семян многих злаков в темноте мезокотиль разрастается, однако гистологически он отличается от междоузлий стебля побега. У него интеркалярная меристема расположена не внизу, а вверху, в сосудистом пучке флоэзная часть обращена к центру, а ксилемная — к периферии (Arber, 1934; Красовская, 1950).

Эпибласт в ходе эмбриогенеза возникает позднее почки и корня. Его заложение не связано ни с фазой проэмбрио, ни с деятельностью конуса нарастания (Батыгина, 1974).

Эпибласт очень прост по своей гистологической структуре. Он состоит из коровой паренхимы и эпидермиса. Ткань эпибласта остается недифференцированной на прокамбиальные элементы и кроме соприкосновения с колеоризой не имеет связи с другими частями зародыша. Рост эпибласта при прорастании семени осуществляется исключительно за счет растяжения клеток. При этом эпидермис образует волоски, схожие по форме и функции с корневыми волосками. На основании этих данных, а также по идентичности гистологической структуры эпибласта и колеоризы многие исследователи (Яковлев, 1939, 1950; Brown, 1959, 1960; Foard, Haber, 1962; Birch, 1963; Haber, Long, Foard, 1964; Пояркова, Куценко, 1965; Соколовская, 1965 и др.) пришли к выводу, что эпибласт представляет собой складку колеоризы.

Колеориза, как уже отмечалось, не привлекала внимания прежних исследователей, поскольку за ней признавалась лишь функция защиты зародышевого корня, что и отражено в названии этого органа. В. Р. Вильямс (1949) отметил возможность образования на колеоризе нескольких волосков при прорастании семени и к функции защиты корня прибавил еще и закрепление проростка в занятом положении.

Природа колеоризы широко обсуждается в более поздних работах. Большинство исследователей (Пашков, 1951; Пояркова, Куценко, 1965; Jacques-Felix, 1957b; Pankow, Guttentberg, 1957; Brown, 1960; Guignard, 1961b; Negbi, Koller, 1962; Barnard, 1964; Guignard, Mestre, 1970 и др.) колеоризу считают метаморфизиологическим или редуцированным главным корнем зародыша злака. По мнению Бернарда, у некоторых злаков возможно функционирование верхушечной меристемы в колеоризе при прорастании

семени. Другие исследователи (Хохлов, 1946; Соколовская, 1967; Батыгина, 1974) не согласны с этим представлением о колеоризе.

При прорастании семени, которое, кстати, начинается с роста колеоризы и эпибласта, а не с появления корня, как раньше считалось, на колеоризе образуются настоящие корневые волоски. Колеориза еще до появления зародышевого корня берет на себя функцию поглощения воды и минеральных веществ, а возможно, и функцию обмена аминокислот и нуклеиновых кислот — важнейшую функцию корня, недавно установленную физиологами.

Эмбриологические исследования уточнили и время заложения зародышевого корня. Он закладывается эндогенно в ткани при основании щитка после образования конуса нарастания, который, по данным И. С. Яковлева (1950), у пшеницы обособляется в почечку на 10-й день после оплодотворения. У сорго, по данным Паульсона (Paulson, 1969), корешок образуется на 6—7-й и полностью формируется на 12-й день после оплодотворения. В свете этих данных и рассмотренного выше взгляда на колеоризу зародышевый корень злаков представляется вторичным образованием.

При исследовании роста и развития многолетних злаков мы уделяли внимание также изучению структуры зародыша и процесса его прорастания. Объектами изучения были костер безостый, овсяница луговая, овсяница красная, овсяница тростниковидная, лисохвост луговой, тимopheевка луговая, регнерия волокнистая, мятлик луговой и райграс пастбищный, а также зерновые хлеба. Зерновки проращивали в чашках Петри. Наблюдая за состоянием зародышей через короткие интервалы времени, определяли начало роста и устанавливали последовательность появления колеоризы, эпибласта, мезокотилия, coleоптиля, корня и первого листа и исследовали в динамике линейный рост этих органов в процессе формирования проростка. В ходе роста колеоризы и эпибласта на сериях продольных срезов изучали в динамике рост клеток.

Разрыв перикарпия вследствие набухания и роста колеоризы и эпибласта происходит через 36—48 час. после увлажнения ложа. Рост этих органов происходит исключительно за счет растяжения имеющихся клеток. На просмотренных постоянных препаратах продольных срезов колеоризы митотические фигуры ни разу не были обнаружены.

Рост колеоризы в длину завершается в течение одних суток. Колеориза отчетливо выражена у всех исследованных злаков. У костра безостого, регнерии волокнистой и райграса пастбищного ее длина достигает 2,5 мм. Эпибласт в процессе прорастания зерновок развивается не у всех видов одинаково. Слабо выражен он у костра безостого и райграса пастбищного. В процессе роста на колеоризе и на эпибласте образуются эпидермальные волоски. Они функционируют как корневые волоски и после образования волосков на корне.

Вслед за появлением колеоризы начинается рост coleоптиля, затем мезокотилия и первого листа. В это же время возобновля-

ется меристематическая деятельность конуса нарастания почечки.

Зародышевый корень появляется через 16—36 час. после появления колеоризы. Он прорывает колеоризу сбоку и растет в направлении, перпендикулярном оси зародыша. Первые волоски на корне образуются в течение первых суток после его появления. Рост мезокотилиа на свету бывает выражен очень слабо. Рост колеоптиля в длину завершается на свету за 2—3 суток. При проращивании семян в темноте рост продолжается дольше и колеоптиль достигает больших размеров. С прекращением роста колеоптиля появляется верхушка первого листа.

У многолетних злаков рано образуются придаточные корни. У регнерии волокнистой, например, их зачатки в виде бугорков на поверхности узла колеоптиля становятся заметными вскоре после появления зародышевого корня, когда длина колеоптиля не достигает и половины длины зерновки.

Детальные наблюдения за ростом отдельных структур зародыша вместе с данными эмбриологических исследований помогут более правильно понять природу отдельных частей зародыша злаков. В дополнение к приведенному выше обзору современных данных кратко рассмотрим работу канадских исследователей (Constabel, Miller, Gamborg, 1971), вырастивших методом культуры тканей проростки костра безостого из суспензии клеток семян. При переносе клеток в среду без ауксина в течение первых 3—5 дней происходила агрегация клеток в шаровидные и эллипсоидные массы. Через 8—10 дней появлялись головастикоподобные структуры. Рост удлиненного придатка при этом, по данным авторов, происходил в результате деятельности меристемы. Эти структуры были промежуточными формами развития зародышей, которые в большом числе появлялись к 20-му дню культивирования. Зародыши уже имели зачатки корешков и стебелька. В дальнейшем дифференцировалась стебле-корневая ось, затем развивались корни и позднее — колеоптиль и листья.

Подобные исследования в дополнение к изучению развития зародыша из зиготы позволяют выявить детали, которые могут быть не замечены в эмбриологических исследованиях. В частности, показанное в рассмотренной работе образование стебле-корневой оси можно рассматривать как образование гипокотилиа (стебля) и колеоризы (главного корня) зародыша (Grown, 1965).

На основании имеющихся литературных данных и результатов проведенных наблюдений природу зародыша злаков можно объяснить следующим образом. Колеоптиль является специфическим органом, не связанным с деятельностью почечки, а щиток — единственной семядолей. Оба эти органа имеют листовую природу. Колеориза представляет собой редуцированный главный корень, а эпибласт — боковой вырост этого образования. Зародышевый корень является придаточным корнем, образующимся в процессе эмбриогенеза в первом узле будущей оси зародыша — в месте отхождения щитка. Вторым узлом стебля является место отхож-

дения coleoptily, третьим — первого листа и т. д. Мезокотиль отграничен от coleоризы узлом щитка и представляет собой первое междоузлие стебля. Природу мезокотыля, развивающегося у злаков при прорастании семян в темноте, следует дополнительно исследовать.

ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т. Б., 1974. Эмбриология пшеницы. Л.
Ван-Тигем, 1895. Общая ботаника. М.
Варминг Е., 1897. Основы ботаники, ч. 1. М.
Вильямс В. Р., 1949. Естественнаучные основы луговодства или луговедения. Собр. соч., 4, 25—296. М.
Декандоль А., 1837. Введение к изучению ботаники. М.
Красовская И. В., 1950. Закономерности строения корневой системы хлебных злаков. — «Ботан. ж.», 35, № 4, 374—384.
Овеснов А. М., 1965. Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков. Автореф. докт. дис. Пермь.
Пояркова Е. Н., Куценко И. Г., 1965. Морфологическое строение проростков некоторых видов мятлика (*Poa L.*) на ранних этапах развития. — «Научн. докл. высш. школы. Биол. науки», № 3, 88—90.
Серебряков И. Г., 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.
Соколовская Т. Б., 1965. К вопросу о природе эпибласта. — «Ботан. ж.», 50, № 12, 1686—1693.
Соколовская Т. Б., 1967. О природе coleоризы. — «Ботан. ж.», 52, № 12, 1773—1784.
Пашков Г. Д., 1951. О морфологической природе корневого влагалища злаков. — «Ботан. ж.», 36, № 6, 597—606.
Хохлов С. С., 1946. Корневое влагалище злаков как диагностический признак. — «Учен. зап. Саратовск. ун-та», 16, № 1, 146—147.
Цингер Н. В., 1958. Семя, его развитие и физиологические свойства. М.
Цингер Н. В., Петровская-Баранова Т. П., 1971. Coleориза злаков в свете филогении. Четвертое московское совещание по филогении растений, 1. Тезисы докладов на совещании 12—15 октября 1971 г., 77—80. М.
Яковлев М. С., 1939. О значении эпибласта в зародыше пшеницы. — «ДАН», 22, № 9, 642—644.
Яковлев М. С., 1946. Однодольность в свете эмбриологии. — Сов. ботаника, 14, № 6, 351—363.
Яковлев М. С., 1948. Морфологические типы зародыша и филогения злаков. — «Докл. АН Арм. ССР», № 8, 127—134.
Яковлев М. С., 1950. Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. — «Тр. БИН АН СССР», сер. 7, вып. 1, 121—218. М.—Л.
Яковлев М. С., Николаенко Е. И., 1931. Число сосудисто-волокнистых пучков в coleоптиле пшеницы как систематический признак. — «Тр. по прикл. бот., генетике и селекции», 27, № 4, 285—321.
Arber A., 1934. The gramineae. A study of cereal, Bambou and grass. Cambridge.
Barnard C., 1964. Form and structure. — In: Grass and grasslands. London—Melbourne, 47—72.
Birch W. R., 1963. Epiblast in gramineae. — „Nature“, 198, N 4877, 307.
Brown W. V., 1959. The epiblast and coleoptile of the grass embryo. — „Bull. Torrey Bot. Club“, 86, N 1, 13—16.
Brown W. V., 1960. The morphology of the grass embryo. — „Phytomorphology“, 10, N 3, 215—223.
Brown W. V., 1965. The grass embryo — a rebuttal. — „Phytomorphology“, 10, N 3, 274—284.
Bruns E., 1892. Der Grasembryo. — „Flora“, 76, 1—33.

- Celakowsky L., 1897. Über die Homolodien des Grasembryo. — „Bot. Ztg.“, **55**, N 1, 141—174.
- Constabel F., Miller R. A., Gamborg O. L., 1971. Histological studies on embryos produced from cell cultures of *Bromus inermis*. — „Canad. J. Bot.“, **47**, N 8, 1415—1417.
- Foard D. E., Haber A. N., 1962. Use of growth characteristics in studies of morphological relation. 1. Similarities between epiblast and coleorhiza. — „Amer. J. Bot.“, **49**, N 5, 520—523.
- Guedes M., 1968. Sur l'interprétation du coleoptile des graminees. — „C.r. Acad. Sci.“, **267**, N 3, 306—308.
- Guignard J. L., 1961a. Embryogenie des graminees. Development de l'embryon chez le *Setaria verticillata* Beauv. — „Bull. Soc. bot. France“, **108**, N 5—6, 212—217.
- Guignard J. L., 1961b. Recherches sur l'embryogenie des graminees; rapports des graminees avec les autres monocotyledones. — „Ann. Sci. natur. Bot. et biol. veg.“, 12 Ser., **2**, N 3, 491—611.
- Guignard J. L., Mestre J. Ch., 1970. L'embryon des graminees. — „Phytomorphology“, **20**, N 2, 190—197.
- Haber A. H., Long T. J., Foard D. R., 1964. Is final size determined by rate and duration of growth? — „Nature“, **201**, N 4918, 479—480.
- Harberd D. J., 1972. A note on the relevance of the mesocotyl in the systematics of the gramineae. — „Ann. Bot.“, **36**, N 146, 599—603.
- Hofmeister N., 1868. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Lpz.
- Howarth W. O., 1927. The seedling development of *Festuca rubra*, var. *tenuifolia* mihi and its bearing on the morphology of the grass embryo. — „New Phytologist“, **26**, N 1, 46—57.
- Jacques-Felix H., 1957a. Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminees: La nature axillaire de la gemmule. — „C.r. Acad. Sci.“, **245**, N 15, 1260—1263.
- Jacques-Felix H., 1957b. Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminees: La nature adventive des racines seminales. — „C.r. Acad. Sci.“, **245**, N 23, 2085—2088.
- Malpighi M., 1687. Opera omnia, seu thesaurus locupletissimus botanico-medico-anatomicus. Lugduni Batavorum Leiden, Vander.
- Merry J., 1941. Studies on the embryo of *Hordeum sativum*. 1. The development of the embryo. — „Bull. Torrey Bot. Club.“, **68**, N 8, 585—599.
- Negby M., Koller D., 1962. Homologies in the grass embryo. A reevaluation. — „Phytomorphology“, **12**, N 3, 289—296.
- Pankow H., Cutfenberg H., 1957. Embryologische und histogenetische Untersuchungen an Monocotyledonen. — „Botanische Studien“, N 7, 3—16.
- Paulson J. W., 1969. Embryogeny and caryopsis development of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. — „Crop Sci.“, **9**, N 1, 91—102.
- Raspail, 1826. Sur la formation de l'embryon dans les Graminees. — „Annales des sciences naturelles“, ser. 4, **1**, 271—319.
- Reader J. R., 1957. The embryo in grass systematics. — „Amer. J. Bot.“, **44**, N 9, 256—258.
- Roth J., 1955. Histogenese und morphologische Deutung des Grasembryos. — „Berl. Dtsch. bot. Ges.“, **68**, 30—31.
- Tateoka Tuguo, 1969. Notes on some grasses. 20. Systematic significance of the vascular bundlesystem in the mesocotyl. — „Bot. Mag. Tokyo“, **82**, N 986, 387—391.